ÉTUDE DE QUELQUES STATIONS ITALIENNES DE *PLEUROTUS ERYNGII* : PROGRESSION MYCÉLIENNE ET STRUCTURE DES POPULATIONS

par R. CAILLEUX et P. JOLY*

RÉSUMÉ - Ces stations italiennes, comme les stations françaises précédemment étudiées, sont constituées d'un assemblage polyclonal de thalles mobiles formant, avec les racines de la plante-hôte, une association symbiotique antagoniste sensu WILCOX (1983). Dans ce modèle, qui ressort de la cinétique épidémiologique des «ronds de sorcières» et des «faux-cercles mycorrhiziques», le rôle des basidiospores apparaît marginal. Cette discrétion de l'intervention des organes de dissémination post-méiotique est pleinement cohérente avec l'aneuploïdie révélée par les caryotypes des Pleurotes des Ombellifères, mais pose le problème de l'impact de la méiose dans la dynamique interne des populations de ces champignons.

SUMMARY – As French ones formerly studied, these Italian stations are made up of polyclonal collections of moving thalli, setting up with the roots of host-plants an antagonistic symbiotic association sensu WILCOX (1983). In this model, concerned by epidemiologic kinetics of «fairy rings» and «mycorrhizal false-rings», the role of basidiospores appears to be marginal. A such scarcity of these post-meiotic dissemination organs is in accordance with aneuploidy expressed by karyotypes of Pleurotus of Umbelliferous plants, but arises the problem of impact of meiosis in intern dynamics of populations of these fungi.

MOTS CLÉS : *Pleurotus*, structure des populations, épidémiologie tellurique, propagation végétative.

Le *Pleurotus eryngii* (D.C. : Fr.) Quél. est un champignon parasite des racines de l'*Eryngium campestre* L., habituellement localisé en des stations stables dans le temps et dans l'espace. Les recherches menées sur ce champignon (cf. CAILLEUX & al., 1983, 1985; BOISSELIER-DUBAYLE, 1984; BOISSELIER-DUBAYLE & BAUDOIN, 1986) ont permis de préciser un modèle, celui de la population de Montrichard (vallée du Cher) qui s'est aussi révélé être bien adapté à la structure et au fonctionnement d'autres stations situées dans le sud-est de la France.

* Laboratoire de Cryptogamie (Unité associée au C.N.R.S. n° 257), Muséum National d'Histoire Naturelle, 12, rue de Buffon, F-75005 Paris.

Selon ce modèle, les stations de Pleurote sont stables dans le temps car la pérennité du parasite serait assurée par l'aptitude du mycélium à se propager de racine à racine, et la pérennité des populations-hôtes dûe à une perturbation du fonctionnement, normalement autogame, des plantes : les *Eryngium* peu affectés ou «guéris», rendus mâle-stériles, deviennent obligatoirement allogames et compensent la mortalité induite en assurant un meilleur renouvellement de la population locale (accroissement numérique de la descendance directe, elle-même plus féconde).

Les stations de Pleurotes sont également stables dans l'espace car il ne se produit jamais de dissémination épidémique du parasite dans les populations de la plante-hôte. Toutefois, chaque station réunit plusieurs thalles distincts dont les homologies génétiques évoquent l'intervention de réassortiments asexuels de noyaux entiers, plus qu'elles ne portent la marque de recombinaisons post-méiotiques.

Enfin, l'étude des caryotypes des Pleurotes des Ombellifères révèle l'existence, chez ce groupe d'espèces, d'une série aneuploïde (SLÉZEC, 1984) dans laquelle les populations françaises de *P. eryngii* étudiées, et en particulier celle de Montrichard, expriment un nombre chromosomique n = 14, alors que ce nombre est inférieur (n = 12) au sein de populations italiennes prospectées en octobre et novembre 1982 par R. CAILLEUX et A.-M. SLÉZEC. Il était dès lors intéressant d'analyser ces stations italiennes afin de savoir si cette différence de caryotypes était, ou non, associée à une différence dans les structures des populations fongiques.

STATION DE BITONTO (POUILLES)

Elle est située au lieu-dit «La Matine de Bitonto» (200 à 250 m d'altitude), à quelques kilomètres de la ville de Bitonto. Lande caillouteuse à herbe rase, elle supporte une population éparse d'*Eryngium campestre* L., apparemment peu abondante mais sans doute sous-estimée en raison de la disparition, à cette époque de l'année, d'une proportion non négligeable des organes aériens des Panicauts. Une autre espèce, l'*Eryngium amethystinum* L., abondant par places, se signalait par des vestiges de feuilles laciniées, très divisées, et de hampes florales à inflorescences groupées, mais il n'existait pas de Férules sur la station elle-même, bien que cette grande Ombellifère soit présente à proximité immédiate. Objets d'un ramassage intense, les Pleurotes étaient peu nombreux: quelques récoltes ont toutefois pu être faites sur une aire de 60 x 100 m environ, sans repérage topographique. Certains basidiocarpes ont été prélevés sur des racines d'*E. campestre* déterminées sans ambiguité grâce à la présence de vestiges foliaires, d'autres sur des racines non identifiables car dépourvues de tout reste d'organe aérien, mais aucune récolte n'a pu être associée avec certitude à l'*E. amethystinum*.

Récoltes nº 33 (sur *E. campestre*) et nº 34 (sur *E.* sp.).

Les racines infectées, distantes de quelques mètres l'une de l'autre, ont été

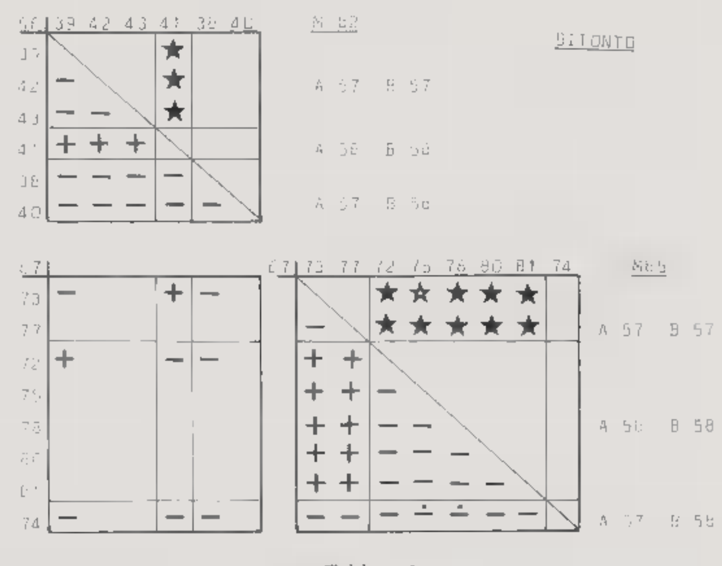


Tableau 1

+ boucles assez nombreuses à nombreuses; clamps.
+ boucles rares; few clamps.
– confrontation négative; no clamps.
∸ fausses boucles (facteurs B communs); false clamps (common B factors).
★ fructification fertile; fructification.
☆ blocage au cours des méioses; meiotic failure.
● blocage au niveau des premières caryogamies; first caryogamies failure.
○ pas de fructification; no fructification.

échantillonnées par deux séries d'homocaryons issus des basidiospores sauvages qui expriment un net «déficit de survie» (mort très précoce des jeunes homocaryons), comparable à celui observé chez deux séries d'homocaryons (M-35 et M-36) extraites d'un même dicaryon sauvage (A_{41}, A_{42} et B_{41}, B_{42}) de la station du Clos, dans le sud-est de la France (CAILLEUX & al., 1985) : 6 homocaryons viables seulement, à partir de 14 basidiospores germées chez la série M-82 (récolte nº 34), et 12 homocaryons à partir de 17 spores germées chez la série M-85 (récolte nº 33). Les plasmogamies intra- et inter-séries sont normales et les relations d'inter-compatibilité montrent que les deux récoltes sont marquées par les mêmes couples d'allèles : A_{57}, A_{58} et B_{57}, B_{58} (Tableau 1). La fertilité en descendances intra-séries est très bonne, avec un seul blocage au cours des méioses (6773 x 6775) chez la série M-85.

Récolte nº 35 (sur *E.* sp.).

Développé sur une racine supposée appartenir à l'*E. campestre*, un basidiocarpe a fourni une sporée dont a été extraite la série d'homocaryons M-84, à

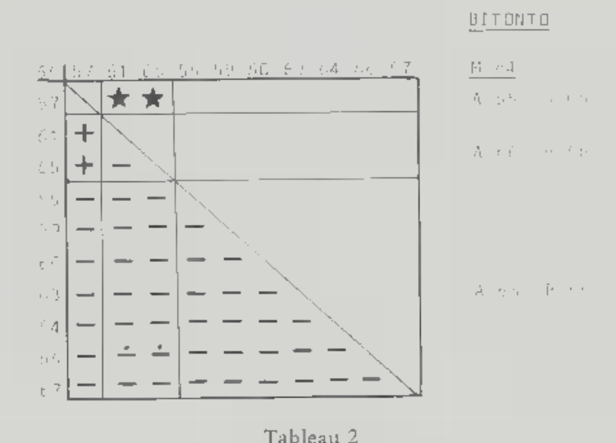


Tableau 2

excellent taux de survie : 18 homocaryons à croissance normale à partir de 18 basidiospores germées. Les plasmogamies intra-série (Tableau 2) ne présentent pas de singularités si ce n'est l'expression d'une forte dissymétrie dans la répartition des types d'homocaryons. Les deux croisements pleinement compatibles ont fructifié normalement. Les allèles d'incompatibilité présents chez cet individu, A_{65}, A_{66} et B_{65}, B_{66}, n'ont été retrouvés chez aucune autre récolte de la station de Bitonto (Tableau 5).

Récoltes n° 29 (sur *E. campestre*) et n° 30 (sur *E. campestre*).

Ces deux récoltes ont été effectuées sur deux racines proches, distantes de 30 cm environ. La récolte n° 29 a fourni, directement à partir de la sporée sauvage, la série d'homocaryons M-81 à très bon taux de survie : 14 homocaryons normaux pour 15 basidiospores germées. L'isolement végétatif de la récolte n° 30, mené en culture de fructification, a produit des basidiocarpes à morphologie déformée : stipe grêle, piléus très irrégulier et très clair. Les basidiospores produites en culture par ce dicaryon sauvage expriment également (série d'homocaryons M-107) un excellent taux de survie : 17 homocaryons pour 17 spores germées. Les plasmogamies intra- et inter-séries sont banales (Tableau 3) et montrent une identité des allèles d'incompatibilité (A_{59}, A_{60} et B_{59}, B_{60}), distincts des allèles des autres récoltes (Tableau 5). La série M-81 exprime une bonne intra-fertilité chez les six croisements impliquant les homocaryons 6626 et 6635, qui produisent alors des basidiocarpes déformés à stipe long et piléus irrégulier, d'aspect très proches de celui des basidiocarpes produits en culture par le dicaryon sauvage de l'autre récolte, n° 30; par contre, les trois croisements qui impliquent l'homocaryon 6629 expriment le blocage au niveau des premières caryogamies. Une intra-fertilité comparable se retrouve chez la série M-107, avec un blocage au niveau des premières caryogamies et un autre au cours des méioses chez deux des trois croisements impliquant l'homocaryon

6931, les huit autres croisements pleinement compatibles fructifiant pour produire encore des basidiocarpes à morphologie du type de celle observée chez le dicaryon sauvage parental (récolte n° 30).

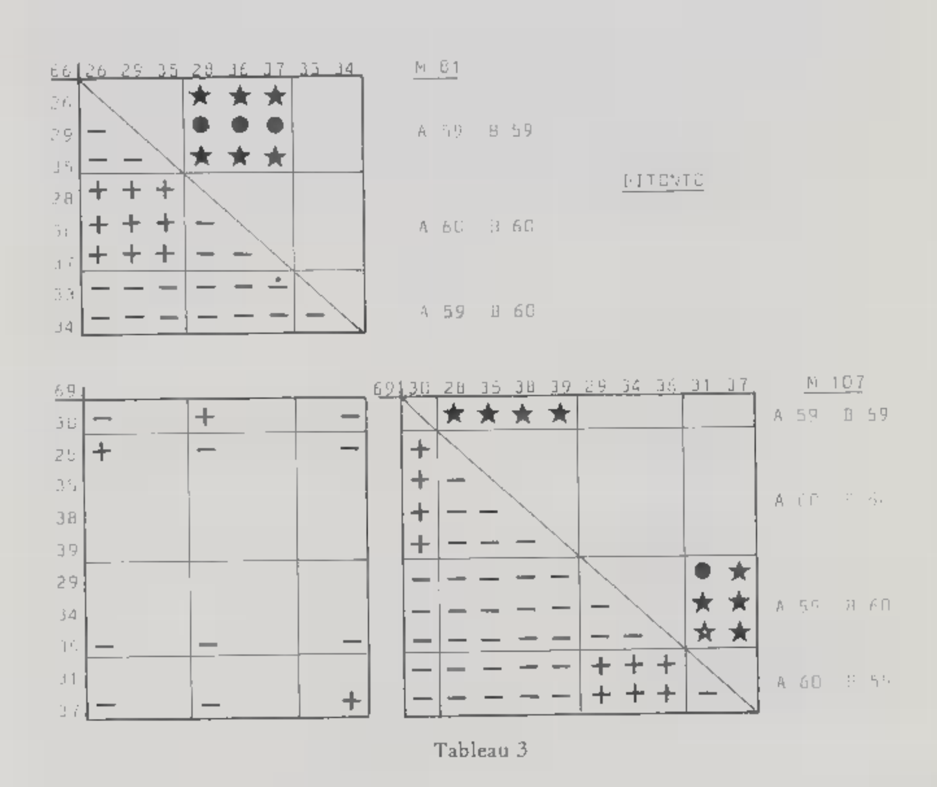


Tableau 3

Récolte n° 39 (sur *E. campestre*).

Elle est représentée par la série d'homocaryons M-83, issue de basidiospores sauvages dont le taux de survie est assez bon : 14 homocaryons normaux à partir de 17 basidiospores germées. Les plasmogamies intra-série sont régulières (Tableau 4) et les confrontations inter-séries (Tableau 5) révèlent des allèles d'incompatibilité propres à cette récolte : A_{63}, A_{64} et B_{63}, B_{64}. L'intra-fertilité est excellente, toutes les confrontations pleinement compatibles engendrant des basidiocarpes d'aspect morphologique normal avec, souvent, une insertion excentrée du piléus sur le stipe. Les études caryologiques menées sur cette récolte (SLÉZEC, 1984) ont révélé un nombre haploïde n = 12 et une proportion non négligeable (1 %) de basidiospores dépourvues de noyaux, proportion qui était quasi-nulle chez les populations françaises à n = 14; la proportion de spores binucléées, de 5 %, est également un peu plus élevée que celle observée chez les stations à n = 14 : 2 à 4 %.

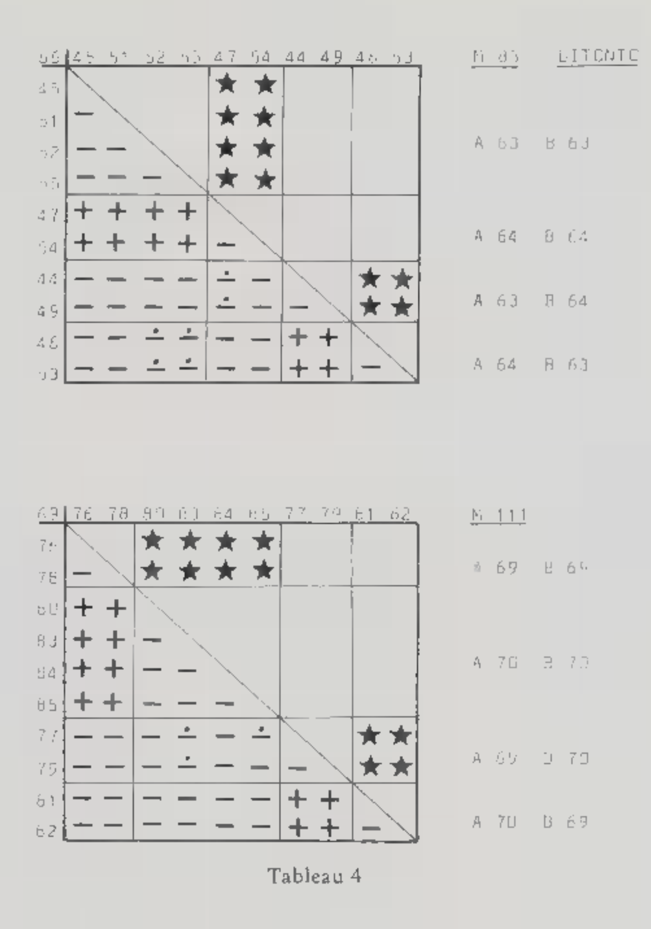


Tableau 4

Récolte n° 36 (sur *E. campestre*).

Mené en culture de fructification, l'isolement végétatif du dicaryon sauvage a produit des basidiocarpes d'aspect régulier, à stipe assez long et piléus clair, évoquant le type II de Montrichard (CAILLEUX & al., 1980 : planche II, fig. 5). Les basidiospores de cette culture ont fourni la série d'homocaryons M-111, à excellent taux de survie : 17 homocaryons à croissance normale à partir de 17 basidiospores germées. Les plasmogamies, encore banales, révèlent des allèles d'incompatibilité originaux : A_{69}, A_{70} et B_{69}, B_{70} (Tableaux 4 et 5). Enfin, la fertilité est excellente, conduisant à des basidiocarpes dont l'aspect est généralement proche de celui des basidiocarpes formés en culture par le dicaryon sauvage parental.

En définitive, et comme ce fut le cas dans des populations du sud-est de la France, un échantillonnage de faible ampleur a permis ici de déceler, dans une même station, des thalles distincts, mais certains répétitifs, sur la base du marquage par les allèles d'incompatibilité. Dans l'un des cas répétitifs (récoltes 29

et 30), où il a été possible d'isoler le dicaryon sauvage, la grande homologie morphologique des basidiocarpes des deux échantillons et du thalle sauvage conforte grandement le rapprochement fondé sur l'identité des allèles d'incompatibilité et permet d'affirmer que nous sommes bien en présence du même thalle. Dans le second (récoltes 33 et 34), cette possibilité ne nous a pas été offerte, mais il faut noter que les deux répétitions expriment, outre l'identité des allèles d'incompatibilité, un net «déficit de survie» des homocaryons, phénomène qui ne s'observe pas, ou peu significativement (récolte 39) chez les quatre autres thalles de Bitonto, mais qui a déjà été relevé dans des conditions analogues dans une station du sud-est de la France (Le Clos).

BITONTO

		A 57 B 57	A 56 B 56	A 57 B 56	A 65 B 65	A 66 B 66	A 65 B 66	A 63 B 63	A 64 B 64	A 63 B 64	A 64 B 63	A 59 B 59	A 60 B 60	A 59 B 60	A 60 B 59	A 69 B 69	A 70 B 70	A 69 B 70	A 70 B 69
M 62 – M 65	A 57 B 57																		
	A 56 B 56	+																	
	A 57 B 56	–	±																
M 54	A 65 B 65	+	+																
	A 66 B 66	+	+		+														
	A 65 B 66				–	±													
M 63	A 63 B 63	+	+		+	+													
	A 64 B 64	+	+		+	+		+											
	A 63 B 64							–	–										
	A 64 B 63							–	–	+									
M 61 – M 127	A 59 B 59				+	+	+												
	A 60 B 60				+	+	+					+							
	A 59 B 60	+	+		+	+	+	+	+			–	–						
	A 60 B 59	+	+		+	+	+	+	+			–	–	+					
M 111	A 69 B 69	+	+		+	+		+	+					+	+				
	A 70 B 70	+	+		+	+		+	+					+	+	+			
	A 69 B 70															–	–		
	A 70 B 69															–	–	+	

Tableau 5

On retrouve donc, dans cette station italienne, la structure polyclonale éventuellement répétitive du modèle de Montrichard. La seule originalité notable, par rapport aux stations du sud-est de la France, est la netteté des expressions d'inter compatibilité entre les cinq clones de la station de Bitonto, netteté qui n'a pas nécessité une multiplication des répétitions et l'introduction d'homocaryons supplémentaires comme ce fut généralement le cas entre les deux clones du Castellard, entre les trois clones de Mélan et entre les deux clones du Clos.

STATION DE CORATO III (POUILLES)

A une altitude de 200-250 mètres, à quelques kilomètres de Castel del Monte, cette station est implantée dans une lande caillouteuse entrecoupée de murets de pierres sèches (vestiges probables d'une ancienne agriculture), et parcourue maintenant par des chèvres et des moutons. Cette lande est peuplée de Férules

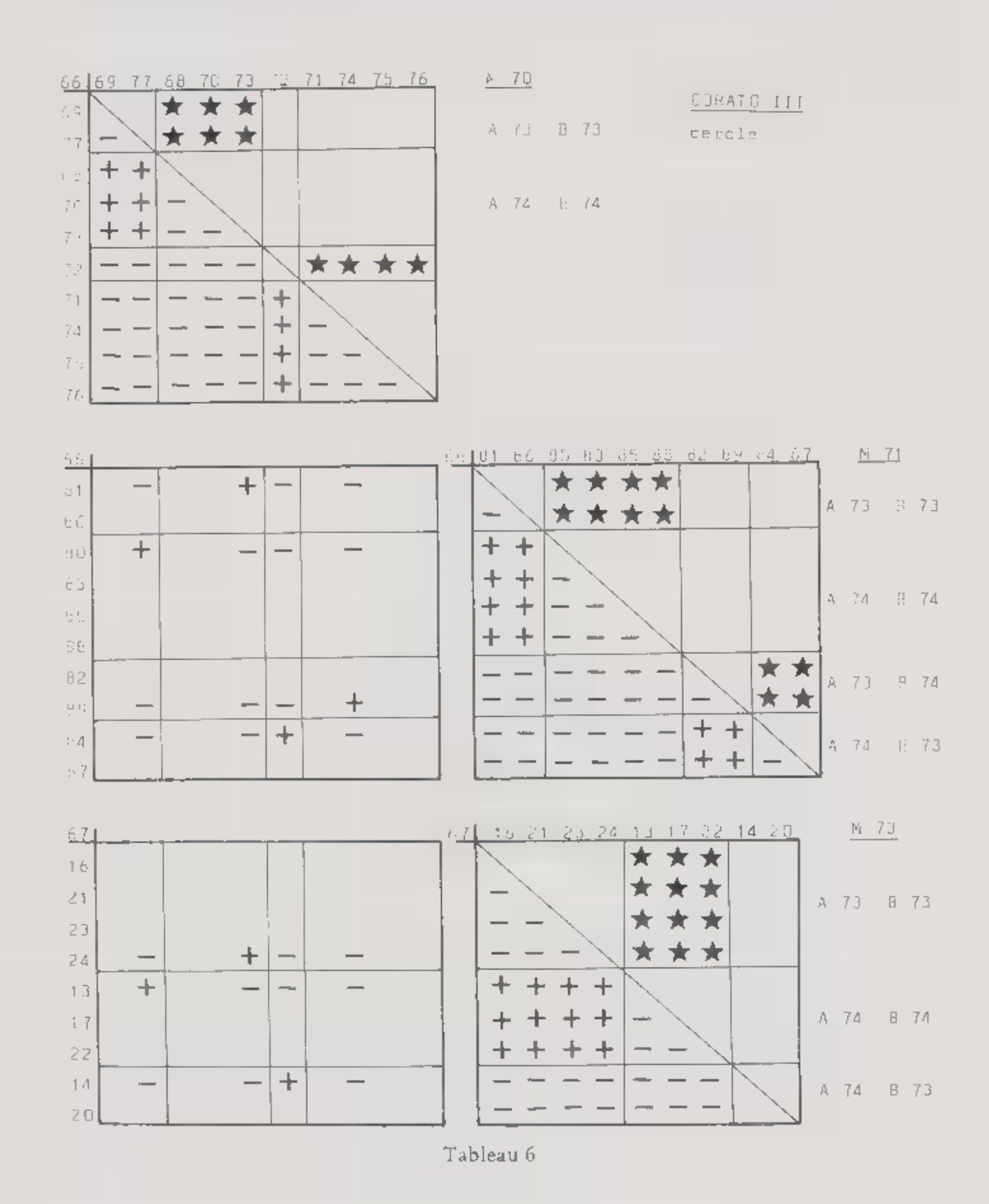


Tableau 6

relativement nombreuses, éparses ou réunies en groupes assez denses, et d'*Eryngium campestre*, nombreux et disséminés. Le site de Corato III est une petite zone entièrement dépourvue de Férules au sein de laquelle apparaissaient six basidiocarpes, tous implantés sur des racines d'*E. campestre* nettement identifiables. Cinq de ces basidiocarpes étaient disposés en un cercle régulier de 3 mètres de diamètre environ, le sixième un peu à l'écart, à 0,75 m à l'extérieur de ce cercle.

Parmi les cinq basidiocarpes disposés en cercle, deux n'ont pu être échantillonés : l'un, très jeune, presque à l'état primordial, n'était guère isolable et la racine sur laquelle il était fixé, insuffisamment envahie, n'a pas permis d'isolement végétatif; également sur une racine peu envahie, l'autre était au contraire trop âgé pour procurer une sporée exploitable. Par contre, les trois autres basidiocarpes ont permis d'établir respectivement les séries d'homocaryons M-73 (récolte n° 65), M-70 (récolte n° 66) et M-71 (récolte n° 67), toutes trois issues de basidiospores sauvages. Contrairement aux quatre autres basidiocarpes, implantés sur des racines mortes, le basidiocarpe n° 67 était fixé sur le collet d'une plante apparemment encore vivante, aux feuilles peu nombreuses mais en partie vertes.

Les trois séries d'homocaryons M-70, M-71 et M-73 expriment des taux de survie excellents (15, 15 et 16 homocaryons normaux pour des nombres respectifs de basidiospores germées de 16, 15 et 16), réalisent des plasmogamies intra- et inter-séries sans irrégularités (Tableau 6), possèdent les mêmes allèles d'incompatibilité (A_{73}, A_{74} et B_{73}, B_{74}) et révèlent une très bonne fertilité en descendances intra-séries. Toutefois, les basidiocarpes produits montrent très souvent un stipe allongé et un piléus de diamètre très réduit, récurvé, évoquant le faciès induit par les atmosphères insuffisamment renouvelées. Les identités d'allèles d'incompatibilité, de comportements culturaux et de morphologies basidiocarpiques évoquent bien un même thalle génotypiquement homogène dessinant un «rond de sorcière».

Le basidiocarpe proche, mais un peu à l'écart du cercle (récolte n° 64), a fourni la série d'homocaryons M-72 à taux de survie apparemment excellent, comme les précédentes : 15 homocaryons viables pour 16 basidiospores germées; toutefois, sur ces 15 homocaryons, 9 seulement ont exprimé une croissance normale, 3 ayant manifesté une croissance lente et les trois derniers une croissance très lente. Contrairement au «déficit de survie» exprimé par les séries d'homocaryons M-82 et M-85 de Bitonto, ou M-35 et M-36 du Clos, il n'y a pas arrêt de la croissance et mort des jeunes homocaryons peu après la germination des basidiospores : les homocaryons demeurent en survie mais leur croissance est fortement ralentie et le développement des thalles reste très réduit. Les plasmogamies entre homocaryons à croissance normale sont banales et les confrontations avec des homocaryons extraits de la série M-70, appartenant au cercle, révèlent des allèles d'incompatibilité propres au basidiocarpe n° 64 : A_{71}, A_{72} et B_{71}, B_{72} (Tableau 7). La fertilité, chez les associations pleinement compatibles, est nettement moins bonne que chez les séries représentatives du cercle. Deux des trois dicaryons porteurs du noyau 6701 expriment systématiquement le

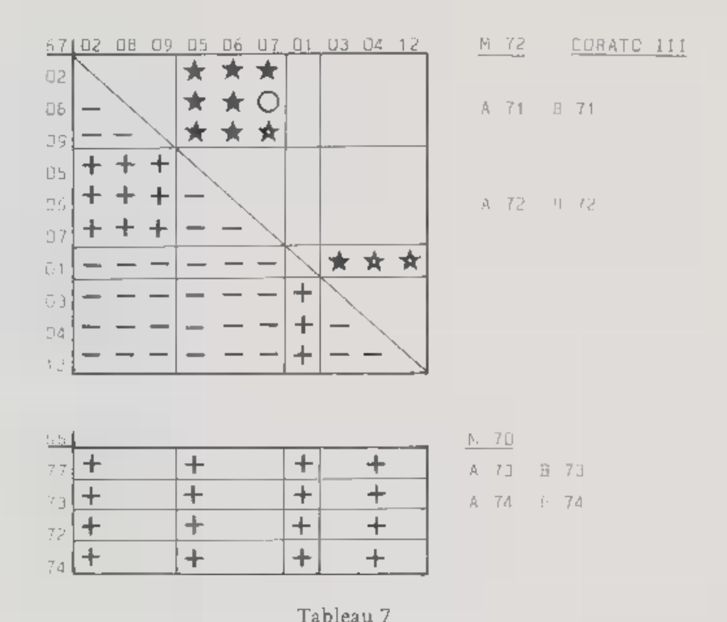


Tableau 7

blocage au cours des méioses et le troisième (6701 x 6703) n'a achevé son développement qu'une seule fois sur quatre répétitions, donnant alors un basidiocarpe d'aspect normal, à stipe excentré. Le dicaryon 6707 x 6708 est totalement stérile, le dicaryon 6707 x 6709 reste bloqué au cours des méioses. Parmi les autres couples compatibles, seules les trois associations 6702 x 6705, 6702 x 6706 et 6706 x 6709 ont produit d'emblée des basidiocarpes normaux, les autres croisements engendrant des basidiocarpes de formes souvent anormales, à piléus plus ou moins développé avec une marge souvent fendue, crénelée.

Par l'ensemble de ces caractéristiques, allèles d'incompatibilité, «croissance lente» affectant une part de ses homocaryons, fertilité irrégulière, ce basidiocarpe représente un thalle naturel distinct, bien qu'implanté à proximité immédiate, de celui qui constitue le cercle. D'autre part, l'existence même d'un tel cercle constitue, s'il en était encore besoin, une illustration supplémentaire de l'aptitude du mycélium de *P. eryngii* à circuler dans le sol pour infecter, de proche en proche, les racines de sa plante hôte.

STATION DE MADONIE (SICILE)

Elle est située à droite de la route de Polizzi-Generosa à Collesano, au lieu-dit «Favare» (altitude de 1.400 m environ), un peu avant le Port-la-Colla. C'est une prairie d'herbe rase, broutée, avec d'assez nombreux *Eryngium campestre* plus ou moins régulièrement disséminés et quelques *Cachrys ferulacea* Calest., alors en graines. Toutes les récoltes ont été faites sur des racines d'*E. campestre* nette-

ment identifiables par les vestiges de feuilles mortes subsistant au collet. D'épaisseurs variables, ces racines étaient très envahies par le mycélium du Pleurote, sauf dans le cas d'une des récoltes du petit cercle (nº 14, série d'homocaryons M-74) chez laquelle, contrairement à ce que la présence d'un basidiocarpe de bonne taille pouvait laisser supposer, le mycélium n'était visible qu'au collet de la plante, notamment dans les débris foliaires entourant le bourgeon, alors que l'aspect de la racine évoquait tout-à-fait celui d'une plante encore vivante; par la suite, l'absence de mycélium à l'intérieur de cette racine a pu être confirmée à la fois par l'examen microscopique des tissus et par la négativité des tentatives d'isolement.

Par ailleurs, l'examen du collet et de la partie supérieure des racines de quelques *Cachrys ferulacea* de l'environnement immédiat (dont l'un à peine distant de 50 cm de la récolte nº08) n'a livré aucun indice de contamination de cette Ombellifère par le mycélium du *Pleurotus eryngii*. Ce fait est en accord avec les observations de P. MAZZOLA qui nous a affirmé n'avoir jamais observé le *P. eryngii* sur *C. ferulacea*, pourtant abondant dans la région et hôte habituel, à quelques kilomètres seulement de la station de Madonie, du *Pleurotus nebrodensis* Inzenga.

Si l'on met à part deux récoltes marginales (nº 17 et 18) sur les problèmes desquelles nous reviendrons, la station de Madonie s'est révélée comporter deux éléments : un grand arc de cercle, long d'une soixantaine de mètres, marqué par les allèles d'incompatibilité A_{52}, A_{53} et B_{52}, B_{53}, et un petit cercle de 1,8 à 2 m de diamètre situé à l'intérieur du grand arc, dans sa zone médiane et à peine distant de 1,5 m de la récolte nº 11; il est marqué par les allèles d'incompatibilité A_{50}, A_{51} et B_{50}, B_{51}.

Le grand arc de cercle.

Il est jalonné par sept récoltes dont trois sont groupées : nº 08 (série d'homocaryons M-80), à 2 m environ des nº 09 (série d'homocaryons M-100) et nº 10 (série d'homocaryons M-101), ces deux dernières récoltes n'étant distantes que de 50 cm l'une de l'autre. A une quinzaine de mètres de part et d'autre de cet ensemble, le grand arc est marqué par les récoltes nº 25 (série d'homocaryons M-77) en extrémité d'arc, et nº 11 (série d'homocaryons M-102), ce dernier basidiocarpe occupant approximativement le centre de l'arc et étant proche du petit cercle. Enfin, à une trentaine de mètres au delà du nº 11, deux récoltes distantes d'à peine 20 cm complètent l'arc de cercle : nº 19 (série d'homocaryons M-105) et nº 20 (série d'homocaryons M-106).

Seules, les séries d'homocaryons M-77 (récolte nº 25) et M-80 (récolte nº 08) sont directement issues de sporées sauvages, les isolements végétatifs des dicaryons naturels n'ayant pu être réalisés. Les cinq autres récoltes (nº 09, 10, 11, 19 et 20) ont été isolées végétativement et menées en culture de laboratoire jusqu'à fructification complète où les basidiospores produites ont servi à établir les séries respectives d'homocaryons M-100, M-101, M-102, M-105 et M-106. Les basidiocarpes de ces cinq dicaryons sauvages, obtenus en culture, se présentent sous des faciès homogènes, à stipe épais de longueur moyenne et piléus

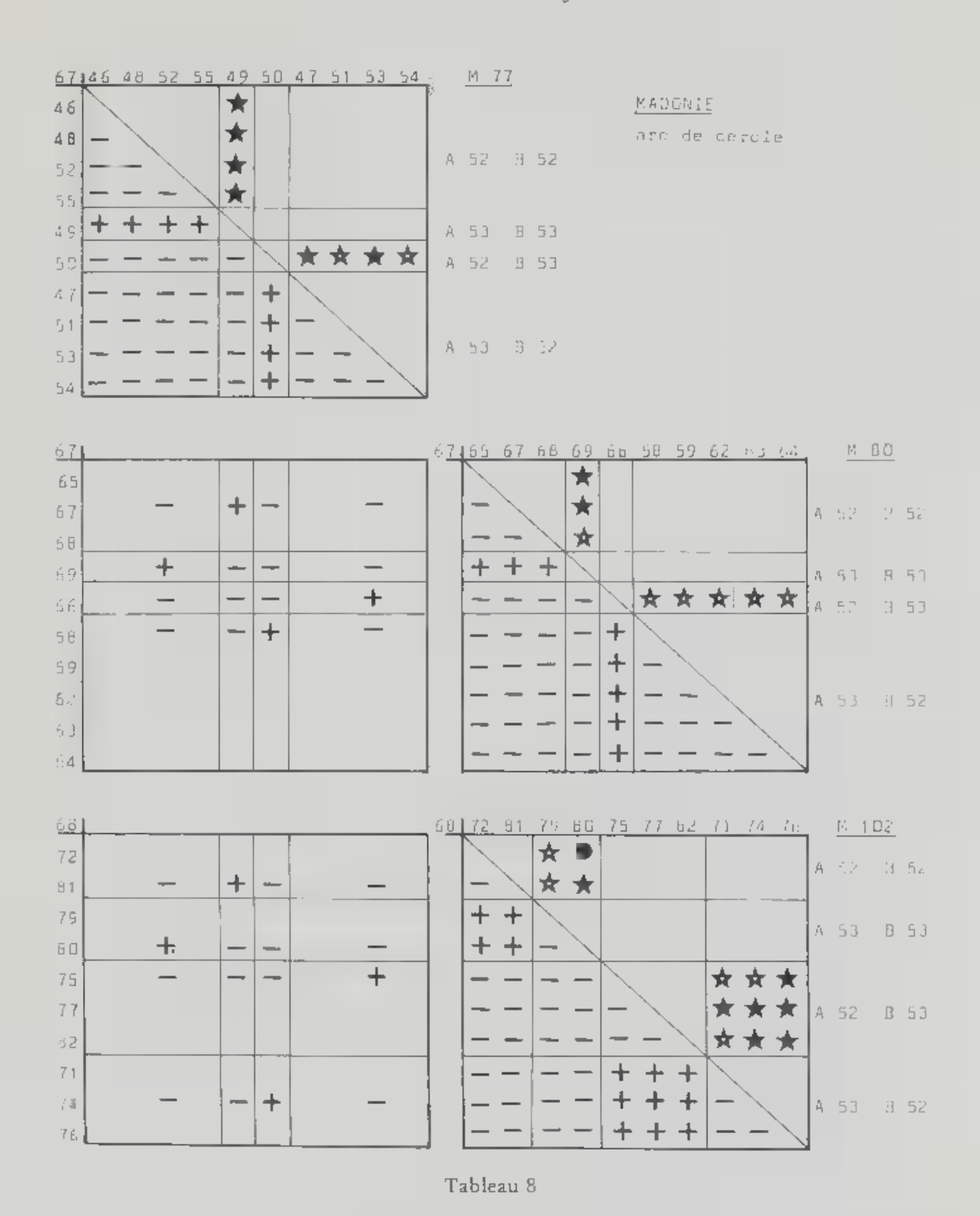


Tableau 8

épais de couleur foncée, évoquant le type relativement uniforme de la station de Tournus (CAILLEUX & al., 1980). Chez l'ensemble des séries d'homocaryons qui n'expriment pas une «croissance lente» partielle (M-77, M-80, M-100, M-101, et M-102), le taux de production d'homocaryons normaux (78 pour 83 basidiospores germées) est de 0,94; lorsque la «croissance lente» s'exprime (séries

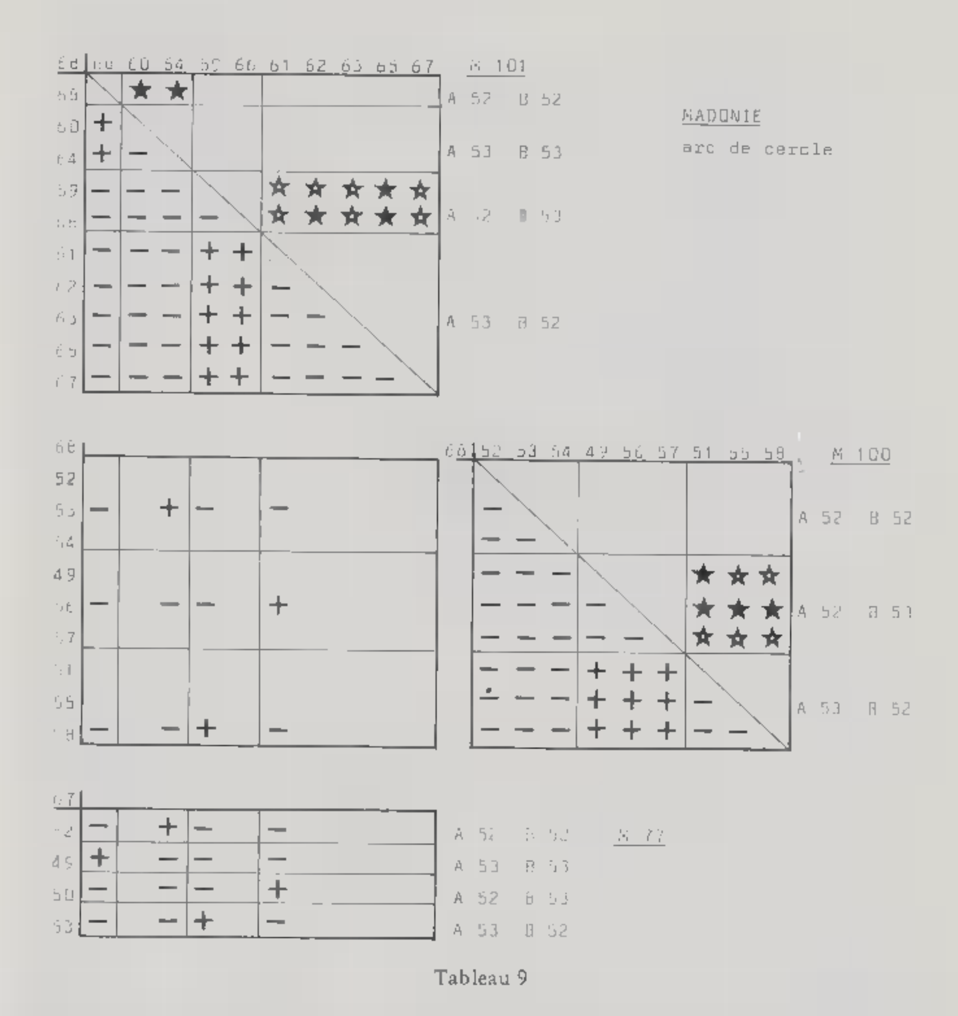


Tableau 9

M-105 et M-106), ce taux tombe à 0,47 (16 homocaryons normaux pour 34 basidiospores germées). Les plasmogamies intra- et inter-séries ne montrent pas d'irrégularités notoires, même celles qui impliquent des homocaryons normaux de M-105 ou M-106 d'une part, et des homocaryons de l'une quelconque des autres séries; elles indiquent par ailleurs que toutes les séries du grand arc de cercle possèdent les mêmes allèles d'incompatibilité (Tableaux 8, 9 et 10).

Par contre, en descendances intra-séries, les dicaryons reconstitués F_1 montrent dans l'ensemble un taux de fertilité relativement faible : 29 des 65 dicaryons (= 0,446) seulement produisent des basidiocarpes «normaux», encore que ces fructifications «normales» atteignent rarement une maturité complète : leur développement s'arrête souvent avant le plein épanouissement du piléus qui se retourne «en coupe» au sommet d'un stipe souvent anormalement long

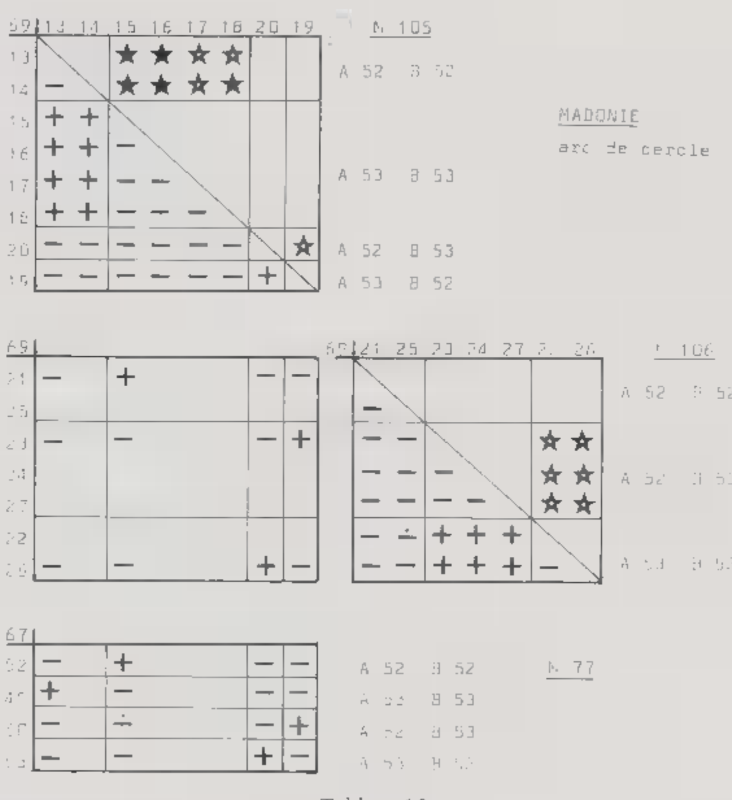


Tableau 10

par rapport au piléus. En ce qui concerne les autres dicaryons, si les blocages sont peu précoces (un seul au niveau des premières caryogamies contre 35 au cours des méioses), ils affectent environ un tiers (7 sur 21) des associations pleinement compatibles [(A_{52}, B_{52}) x (A_{53}, B_{53})], mais s'observent chez les deux tiers (29 sur 44) des associations réciproques [(A_{52}, B_{53}) x (A_{53}, B_{52})]. Toutefois, dans tous les cas, l'initiation fructifère est intense : les primordiums sont généralement très nombreux; enfin, il faut signaler qu'au sein de l'ensemble des deux séries M-105 et M-106, cette initiation peut évoluer de manière anarchique, produisant des primordiums surnuméraires qui prennent alors un aspect évoquant le développement dans des conditions de confinement ou d'absence de lumière (cf. CAILLEUX & DIOP, 1976). Les études caryologiques de la récolte n° 25, appartenant au grand arc de cercle (SLÉZEC, 1984) ont révélé un nombre haploïde $n = 12$, identique à celui observé à Bitonto; la proportion de basidiospores dépourvues de noyau reste élevée (2 %), mais celle des basidiospores binucléées (3 %) reste dans la marge constatée chez les populations françaises à $n = 14$ (2 à 4 %).

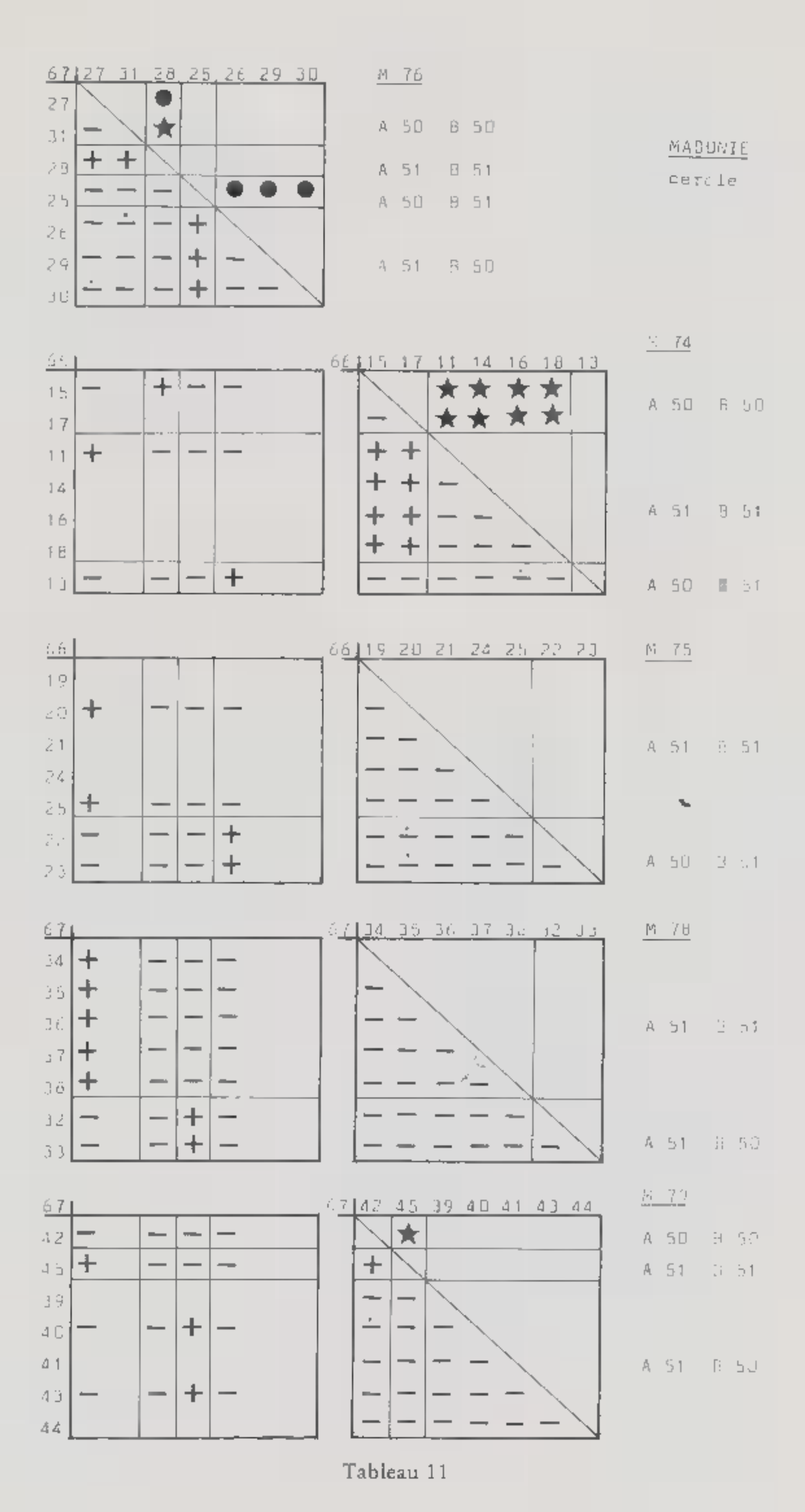

M 76
A 50 B 50
A 51 B 51
A 50 B 51
A 51 B 50
MADUNIE
cercle
M 74
A 50 B 50
A 51 B 51
M 75
A 51 B 51
M 78
A 51 B 50

Tableau 11

MADONIE				A 50 B 50	A 51 B 51	A 50 B 51	A 51 B 50	A 52 B 52	A 53 B 53	A 52 B 53	A 53 B 52
M 76	A 50	B 50	6731								
	A 51	B 51	6728	+							
	A 50	B 51	6725	—	—						
	A 51	B 50	6726	—	—	+					
M 77	A 52	B 52	6752	+	+	+	+				
	A 53	B 53	6749	+	+	+	+	+			
M 101	A 52	B 53	6855	+	+	+	+	—	—		
	A 53	B 52	6961	+	+	+	+	—	—	+	

Tableau 12

Le petit cercle.

Il est représenté par cinq récoltes (n° 12, 13, 14, 15 et 16) échantillonné respectivement par cinq séries d'homocaryons (M-76, M-78, M-74, M-75 et M-79 séries qui sont toutes issues de sporées des basidiocarpes sauvages. Un «défic de survie» (mort très précoce des homocaryons et non simple «croissance lente» s'exprime systématiquement chez les cinq séries, conduisant pour l'ensemb à un taux de production d'homocaryons normaux de l'ordre de 0,46 (36 hom caryons normaux pour 78 basidiospores germées). Les plasmogamies intra- inter-séries ne montrent guère d'irrégularités et révèlent une identité uniforn des allèles d'incompatibilité chez les cinq récoltes du petit cercle (Tableau 11 différents des allèles du grand arc de cercle (Tableau 12). Il faut toutefc noter une très importante asymétrie de répartition des types d'homocaryons l'intérieur de chaque série et particulièrement accentuée au niveau global à pr pos des facteurs A : sur les 35 homocaryons survivants, 9 seulement (= 0,25 possèdent le facteur A_{50}, les 26 autres (= 0,743) exprimant son homologı A_{51}. Nous ne pouvons pas encore avancer d'hypothèse sur la cause de cet répartition non aléatoire, peut-être amplifiée par le tri consécutif à l'expressi d'un «déficit de survie», mais qui existe également chez les populations fr çaises de *P. eryngii* dès que le nombre des homocaryons isolés est suffisamme important pour que ces irrégularités aient une signification statistique.

Si l'isolement végétatif du dicaryon sauvage (récolte n° 12) est peu fertile culture, produisant de nombreux primordiums qui avortent assez vite, la ferti en descendances intra-séries reste très irrégulière, à la fois quantitativement qualitativement. Elle est évidemment indéterminée chez les séries M-75 et M qui n'ont pas fourni de couples d'homocaryons pleinement compatibles. série M-74 exprime une très bonne fertilité, mais qui n'implique que l'associat

dicaryotique [(A_{50}, B_{50}) x (A_{51}, B_{51})] : sur les huit dicaryons, six produisent des basidiocarpes dont l'aspect morphologique est assez proche de la normale, les deux autres, impliquant l'homocaryon 6616, n'ayant produit que des basidiocarpes à piléus très réduit, de diamètre à peine supérieur à celui du stipe, avec des lames très décurrentes insérées en majeure partie le long du sommet du stipe. Dans la série M-76, les trois associations [(A_{50}, B_{51}) x (A_{51}, B_{50})], impliquant l'homocaryon 6725, expriment le blocage au niveau des premières caryogamies, de même que l'une des deux associations [(A_{50}, B_{50}) x (A_{51}, B_{51})] alors que la seconde, «fertile», présente le même faciès morphologique que les basidiocarpes émis par les dicaryons porteurs du noyau 6616 dans la série M-74. Enfin, on retrouve encore ce faciès, parmi de très nombreux primordiums bloqués au stade des premières caryogamies, chez le dicaryon constitué par l'unique couple compatible extrait de la série M-79. En définitive, et au total, sur les 11 dicaryons [(A_{50}, B_{50}) x (A_{51}, B_{51})], dix sont fertiles mais six seulement engendrent des basidiocarpes à morphologie presque normale; les trois dicaryons [(A_{50},B_{51}) x (A_{51}, B_{50})] restent bloqués au niveau des premières caryogamies.

En résumé, le site de Madonie est constitué de deux ensembles juxtaposés mais nettement différenciés, à la fois par les allèles d'incompatibilité et par l'aptitude fructifère des dicaryons sauvages en culture, celui du grand arc de cercle produisant des basidiocarpes épais, celui du petit cercle ne formant souvent que des primordiums abortifs. Toutefois, dans les descendances post-méiotiques intra-séries, ces deux ensembles possèdent en commun l'expression d'une initiation fructifère intense à laquelle succède une morphogenèse irrégulière, affectée de nombreux blocages ou, lorsqu'elle aboutit à des organes sporulants, n'élabore souvent que des basidiocarpes déformés, à développement piléique incomplet.

Enfin, si la moitié des basidiospores produites par les basidiocarpes sauvages du petit cercle sont affectées du «déficit de survie», celles émises par les basidiocarpes du dicaryon sauvage du grand arc de cercle, *in situ* (M-77 et M-80) ou en culture (M-100, M-101 et M-102), germent, survivent et croissent, à la seule réserve près que la moitié environ de celles produites par les deux prélèvements effectués à une extrémité de l'arc (M-105 et M-106) engendrent des homocaryons viables, mais affectés de «croissance lente».

DISCUSSION ET CONCLUSION

Malgré quelques différences dans les comportements culturaux, tant au niveau mycélien (netteté des réactions d'inter-compatibilité) que basidiocarpique (fréquence du faciès à stipe grêle et allongé), les trois populations italiennes de *P. eryngii* expriment les caractéristiques majeures du modèle de Montrichard, déjà retrouvées dans les stations du sud-est de la France (CAILLEUX & al., 1985) : la coexistence de plusieurs thalles sauvages, distincts par les allèles d'incompatibilité et souvent aussi par le comportement et la morphologie, mais également la possibilité de duplication d'un même thalle, défini par ces critères,


1


2


3






6

sur des racines d'*E. campestre* relativement proches (quelques décimètres) ou plus éloignées (quelques mètres). La constance d'une telle répartition topographique confirme la validité de l'hypothèse d'une diffusion spatiale des génotypes (cf. BOISSELIER-DUBAYLE, 1984) fondée sur l'aptitude du mycélium dicaryotique à progresser dans le sol, d'une racine à l'autre des plantes-hôtes. De plus, argument supplémentaire, les stations de Corato et de Madonie ont fourni des exemples de thalles, émetteurs de basidiocarpes, nettement structurés en cercles ou en arc de cercle.

De telles formations annulaires sont bien connues, en particulier dans le cas des «ronds de sorcières», classiquement interprétés comme des visualisations d'un seul thalle (unicité vérifiée chez le *Marasmius oreades* (Bolton : Fr.) Fr. par l'identité des allèles d'incompatibilité : BURNETT & EVANS, 1966), se développant dans un milieu où la matière organique est répartie de façon assez homogène (prairie, litière de feuilles,...), et avec disparition des parties âgées du thalle, le sol interne au cercle étant devenu provisoirement inhabitable pour l'espèce fongique considérée. A l'appui de cette dernière affirmation, on a invoqué l'extinction bilatérale souvent consécutive à la confluence de deux «ronds de sorcières» de la même espèce (cf. PARKER-RHODES, 1955; DICKINSON, 1979;...), mais WOLF (1971), par exemple, signale des recoupements entre anneaux de *Marasmius oreades*. GREGORY (1982) fait remarquer que l'on n'observe guère de naissances d'anneaux à l'intérieur des cercles plus âgés de la même espèce, mais la station de Madonie en offre un exemple qui, par le marquage des allèles d'incompatibilité, ne peut être le résultat d'une fusion secondaire entre deux arcs d'un même cercle fragmenté («spontaneous breaching» au sens de PARKER-RHODES, 1955) et qui semble donc bien représenter le développement d'un thalle nouveau, malgré le passage relativement récent du grand arc de cercle.

Le saprophytisme des champignons à «ronds de sorcières», postulé au nom de l'impératif d'une répartition homogène des facteurs nutritifs, a aussi été remis en cause, en particulier chez le *Marasmius oreades* dont le rond comporte souvent un anneau de fructification du marasme, où l'herbe est desséchée, coincé entre deux anneaux d'herbe luxuriante (cf. HEIM, 1957; DICKINSON, 1979;

PLANCHE 1 : Basidiocarpes développés en culture. – 1-2. Station de Corato (série d'homocaryons M-72). 1 : basidiocarpe normal (6702 x 6705); 2 : basidiocarpes anormaux (6706 x 6708). 3-4 : Station de Madonie, grand arc de cercle (série d'homocaryons M-102). 3 : basidiocarpe du dicaryon sauvage (récolte n° 11); 4 : basidiocarpe de dicaryon reconstitué (6871 x 6877). 5-6 : Station de Madonie, petit cercle (série d'homocaryons M-74). 5 : basidiocarpes «normaux» (6614 x 6615); 6 : basidiocarpes anormaux (6615 x 6616).

PLATE 1 : Basidiocarps erected in culture. – 1-2 : Station of Corato (homokaryotic series M-72). 1 : «normal» basidiocarp (6702 x 6705); 2 : «abnormal» basidiocarps (6706 x 6708). 3-4 : Station of Madonie, large arc of circle (homokaryotic series M-102). 3 : basidiocarp of wild dikaryon (collection n° 11); 4 : basidiocarp of regenerated dikaryon (6871 x 6877). 5-6 : Station of Madonie, small ring (homokaryotic series M-74). 5 : «normal» basidiocarps (6614 x 6615); 6 : «abnormal» basidiocarps (6615 x 6616).

GREGORY, 1982 ...). Cette dessiccation de l'herbe a été attribuée au fait que le sol, densément envahi par le mycélium, absorberait peu les eaux de pluie (SCHANTZ & PIEMEISEL, 1917) et, effectivement, SAMPSON & WESTERN (1954) constateront à ce propos que la terre de zones engazonnées dont l'herbe n'avait pas résisté à la sécheresse de l'été 1936, était à la fois envahie de mycélium et remarquablement imperméable à l'eau. Le mécanisme de cette dessiccation locale du sol n'est pas encore clairement perçu, bien que les hyphes du champignon puissent, à la fois, modifier la structure du sol et la «mouillabilité» des agrégats comme le suggèrent les observations de BOND (1964, *Aust. J. Soil Res.*, cité par DOMMERGUES & MANGENOT, 1970) sur des sables rendus hydrofuges par la présence d'un abondant mycélium de Basidiomycète.

Dès 1926, BAYLISS-ELLIOT suggère un parasitisme du *Marasmius oreades*, aggravé par l'excrétion d'une substance toxique pour l'herbe. LEBEAU & HAWN (1963) précisent que cette substance est l'acide cyanhydrique, effectivement émis par le mycélium du champignon et dont l'effet délétère sur les jeunes racines est bien connu, constituant par exemple un des facteurs de la «fatigue des sols» des vieux vergers de pêchers (BOUHOT, 1983). En définitive, il y a une réelle association entre le marasme et l'herbe, association dont le caractère d'abord «mutualiste» s'extériorise par la présence de l'anneau périphérique d'herbe exubérante, mais qui présente ensuite une évolution pathologique dont la phase finale se traduit, pour la plante-hôte, par une dessiccation consécutive à un abaissement local du potentiel hydrique du sol, trop riche en mycélium (LEBEAU & HAWN, 1963). Enfin, le développement de l'anneau interne d'herbe à nouveau exubérante peut être surtout la conséquence des stimulations temporaires des minéralisations de carbone et d'azote organiques, ainsi que des enrichissements passagers en formes assimilables d'éléments minéraux (potassium, manganèse, phosphates, soufre, ...) que l'on observe dans les sols desséchés puis réhumidifiés (cf. DOMMERGUES & MANGENOT, 1970).

Ce modèle «mutualiste à évolution pathologique» n'est pas exclusif d'espèces prairiales comme le *Marasmius oreades*. On le retrouve chez le *Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing. qui forme des ectomycorrhizes vivaces mais atypiques, sans réseau de Hartig net, avec les racines des pins et fructifie en cercle régulier, puis fragmenté, à la périphérie d'un «shiro» dont la structure a été étudiée par OGAWA (1974). Derrière une marge circulaire activement mycorrhizogène, les basidiocarpes sont émis dans une zone annulaire à densité mycorrhizique maximale et à développement mycélien exubérant, sur un sol qui commence à se déssécher. Dès la zone de fructification franchie, et dans cette zone après la période de fructification, l'association perd son harmonie : les mycorrhizes se flétrissent et se détachent des racines courtes, le mycélium libre s'altère, les racines courtes des pins, et même les racines de la plupart des autres plantes se décomposent dans un sol à fort déficit hydrique, de structure pulvérulente et de teinte blanchâtre. Il n'y a pas de régénération de jeunes pins, même dans la région la plus centrale du «shiro» où le sol, redevenu brunâtre et humide, se recouvre peu à peu d'une maigre végétation. Apparaissant dans les jeunes pinèdes de 20 à 30 ans, après une période exclusivement mycorrhizique et non fructi-

fère de 3 à 5 ans, un «shiro» a une durée de vie qui n'excède guère une trentaine d'années au cours desquelles il produit des basidiocarpes en élargissant son rayon à une vitesse de 10 à 15 cm par an; puis il se fragmente et s'éteint progressivement.

La structure et le fonctionnement du «rond de sorcières» de *Marasmius oreades* ou du «shiro» de *Tricholoma matsutake* ne constituent cependant pas l'unique modèle. On connaît divers «ronds de sorcières» qui ne traduisent aucun symptôme pathologique évident. Ils peuvent alors être marqués par un seul cercle d'herbe luxuriante (*Agaricus campestris* L. : Fr. par exemple, mais aussi certains cercles de *Marasmius oreades*) ou, n'exerçant aucun effet apparent sur la végétation, ne s'extérioriser que par une disposition annulaire des basidiocarpes (*Rhodopaxillus sordidus* (Fr. : Fr.) R. Maire en zones herbeuses, *Rhodopaxillus nudus* (Bull. : Fr.) R. Maire dans les litières forestières). Même dans ce dernier cas toutefois, l'hypothèse d'un saprophytisme exclusif apparaît être de moins en moins plausible : on sait que le *Rhodopaxillus nudus*, par exemple, peut être dans certains cas mycorrhizique (GREGORY, 1982) et le parasitisme indubitable du *Pleurotus eryngii* aurait pu passer inaperçu, les organes aériens de l'hôte mort étant souvent disparus, si les basidiocarpes du champignon n'étaient systématiquement implantés sur des racines de Panicauts récemment tués. Enfin, dans tous les cas, les «ronds de sorcières» ont, comme le «shiro», une vitesse d'expansion relativement faible, de 10 à 35 centimètres par an (cf. DICKINSON, 1979), mais cette croissance est réputée être potentiellement indéfinie: ce qui se traduit, au moins parfois, par une très grande longévité (SCHANTZ & PIEMEISEL, 1917; RAMSBOTTOM, 1927; BECKER, 1956; ...), malgré de nombreuses «morts précoces» qui évoquent l'extinction du «shiro» et dont les causes restent encore en grande partie conjecturales (cf. PARKER-RHODES, 1955; INGOLD, 1974).

Aussi on oppose souvent aux «ronds de sorcières» les «faux-cercles» de basidiocarpes d'espèces mycorrhiziques (BECKER, 1956; GREGORY, 1982), liés aux racines d'un arbre et qui ne s'élargissent qu'avec son système racinaire, donc de manière finie. FORD & al. (1980) ont étudié un tel système associé à un bouleau (*Betula pendula* Roth) et constitué de trois anneaux concentriques appartenant respectivement à *Laccaria laccata* (Scop. : Fr.) Berk. et Br., *Lactarius pubescens* Fr. et *Hebeloma* sp. A la différence des anneaux, ces cercles mycorrhiziques ne sont jamais continus, et ceci dès l'origine, car les progressions centrifuges des trois espèces se trouvent être localisées le long de certaines mêmes racines. Toutefois, et comme pour les «ronds de sorcières» et le «shiro», le déplacement centrifuge est lent, en dépit de la production d'un grand nombre de basidiocarpes qui sporulent abondamment : dans tous les cas, il s'agit donc bien de progressions hyphales et non de contaminations récurrentes à partir de basidiospores (FORD & al., 1980) dont le rôle le plus usuel serait alors, chez tous ces Basidiomycetes à déplacement mycélien, moins la dissémination qu'un renouvellement des stocks génétiques de thalles annulaires préexistants (PARKER-RHODES, 1963).

Bien que les études consacrées au problème des «ronds de sorcières» et autres formations annulaires ne soient pas très nombreuses, il en ressort avec évidence que le fonctionnement du thalle de ces Basidiomycètes à mycélium dicaryotique persistant doive être envisagé dans un contexte d'associations symbiotiques allant du mutualisme à l'indifférence et à l'antagonisme (au sens de WILCOX, 1983), et soumises à une cinétique épidémiologique souterraine prenant en compte à la fois la mobilité des apex racinaires (cf. HUISMAN, 1982) et celle des thalles (cf. PARKER-RHODES, 1955) sans que, paradoxalement, la mobilité des basidiospores y apparaisse clairement (FORD & al., 1980).

Au niveau de la dissémination, c'est-à-dire à celui de l'implantation d'un thalle nouveau, on s'accordait déjà, dans l'hypothèse du saprophytisme, pour considérer la naissance d'un «rond de sorcières» comme un évènement exceptionnel puisque la plupart des champignons en cause expriment des facteurs d'incompatibilité homogénique. L'hypothèse d'une persistance du mycélium haploïde, dont la progression dans le sol puis la confluence avec un autre mycélium aurait pu engendrer un thalle dicaryotique, n'avait pu être retenue, à la fois pour des considérations cinétiques (PARKER-RHODES, 1955) et en l'absence d'observations patentes de «ronds de sorcières» stériles puisqu'haploïdes. Il fallait donc, alors, des germinations contiguës et quasi-simultanées d'au moins deux basidiospores compatibles, exigence qui ne peut être que rarement remplie dans les conditions naturelles. Si, ce qui est le cas dans l'association symbiotique, la proximité immédiate d'une plante réceptive constitue un impératif supplémentaire, la probabilité de l'évènement devient alors beaucoup plus faible et l'on rejoint l'interrogation posée par l'absence de dissémination épidémique des Pleurotes des Ombellifères dans les populations de plantes-hôtes. En effet, comme l'ont montré nos précédentes études (CAILLEUX & al., 1983, 1985) et comme le confirme celle-ci, les stations de *P. eryngii*, à la seule exception possible de celle de Tournus (BOISSELIER-DUBAYLE, 1984), réunissent plusieurs thalles génétiquement distincts : ce qui impliquerait des réitérations systématiques, dans des sites ponctuels et déterminés mais non dans les zones avoisinantes, d'un évènement peu probable.

Chez les Pleurotes des Ombellifères encore, l'importance du rôle des basidiospores en tant que vecteur de transferts génétiques horizontaux, d'un thalle à l'autre *via* des germinations suivies de fusions de Buller, n'est même pas ce que tentait d'imaginer PARKER-RHODES (1963). Nous savons que, dans une même population de *P. eryngii*, celle de Montrichard, les recombinants naturels pour des marqueurs génétiques à ségrégations indépendantes (allèles d'incompatibilité sexuelle et allèles de certaines iso-enzymes) sont interprétables par des échanges horizontaux de génomes complets, donc asexuels, et non par des transits au sein de basidiospores post-méiotiques (BOISSELIER-DUBAYLE, 1984; BOISSELIER-DUBAYLE & BAUDOIN, 1986).

Au delà de cette discrétion du rôle des basidiospores transparaît en réalité le problème de l'impact de l'ensemble caryogamie-méiose dans la dynamique des populations naturelles de Pleurotes des Ombellifères et, d'une manière plus générale, des Basidiomycètes à mycélium dicaryotique persistant. S'il apparaît de

plus en plus urgent d'appréhender correctement la signification et le rôle de l'hétéroploïdie chez les champignons (TOLMSOFF, 1983), nous savons que les populations de Pleurotes des Ombellifères expriment une variabilité chromosomique (SLÉZEC, 1984) et que, chez les plantes, cette variabilité est généralement associée à un développement de la reproduction asexuelle, «shunt» du filtre méiotique. C'est donc bien à ce niveau qu'il faut maintenant porter l'effort de recherche, mais en prenant conscience du fait que les Pleurotes des Ombellifères ne constituent pas un modèle original et singulier, mais représentent un cas d'association symbiotique dont tous les champignons à «ronds de sorcières» ou à «faux-cercles mycorrhiziques», au moins, constituent autant d'exemples.

REMERCIEMENTS. — Ce travail a été réalisé avec la collaboration technique d'A. DIOP et grâce à l'aide de nos collègues italiens : M. le Professeur Giovanni MARTELLI, directeur de l'Istituto di Pathologia Vegetale, Universita degli Studi, Bari, M. le Professeur Daniele SISTO, de ce même Institut et M. Tommaso BUCCI, de Corato, pour les herborisations dans les Pouilles, M. le Professeur Pietro MAZZOLA, Istituto di Botanica, Palerme, pour les herborisations en Sicile. Nous les remercions ici bien vivement.

BIBLIOGRAPHIE

BAYLISS-ELLIOT J.S., 1926 — Concerning «fairy rings» in pastures. *Ann. Appl. Biol.* 13 : 277-288.

BECKER G., 1956 — Observations sur l'écologie des champignons supérieurs. *Ann. Sci. Univ. Besançon*, Sér. 2, Bot., 7 : 15-128.

BOISSELIER-DUBAYLE M.C., 1984 — Étude de la variabilité chez les Pleurotes des Ombellifères. Thèse, Université Paris-Sud (Centre d'Orsay), 186 p.

BOISSELIER-DUBAYLE M.C. et BAUDOIN R., 1986 — Contribution de l'étude du polymorphisme enzymatique à la systématique des Pleurotes des Ombellifères. *Canad. J. Bot.* 64 : 1467-1473.

BOUHOT D., 1983 — La fatigue des sols. Position du problème et principe de diagnostic. *Les Colloques de l'I.N.R.A.* 17 : 9-21.

BURNETT J.H. and EVANS E.J., 1966 — Genetical homogeneity and the stability of the mating-type factors of «fairy rings» of *Marasmius oreades. Nature (London)* 210 : 1368-1369.

CAILLEUX R. et DIOP A., 1976 — Recherches préliminaires sur la fructification en culture du *Pleurotus eryngii* (Fr. ex D.C.) Quél.. *Rev. Mycol. (Paris)* 40 : 365-388.

CAILLEUX R., DIOP A., SLÉZEC A.M. et JOLY P., 1980 — Variabilité de la fructification du *Pleurotus eryngii* en culture. *Cryptogamie, Mycol.* 1 : 119-138.

CAILLEUX R., CERCEAU-LARRIVAL M.Th., HAMEL J.L. et JOLY P., 1983 — Étude d'une station de *Pleurotus eryngii* D.C. ex Fr. : peuplement de panicauts et peuplement de pleurotes. *Bull. Soc. Mycol. France* 99 : 157-202.

CAILLEUX R., CERCEAU-LARRIVAL M.Th. et JOLY P., 1985 — Étude de quelques stations de *Pleurotus eryngii* du sud-est de la France : représentativité du modèle de Montrichard. *Bull. Soc. Mycol. France* 101 : 61-91.

DICKINSON C.H., 1979 — Fairy rings in Norfolk. *Bull. Brit. Mycol. Soc.* 13 : 91-94.

DOMMERGUES Y. et MANGENOT F., 1970 — *Écologie microbienne du sol.* Paris, Masson, 796 p.

FORD E.D., MASON P.A. and PELHAM J., 1980 — Spatial patterns of sporophore distribution around a young birch tree in three successive years. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 75 : 287-296.

GREGORY P.H., 1982 — Fairy rings, free and tethered. *Bull. Brit. Mycol. Soc.* 16 : 161-163.

HEIM R., 1957 — *Les champignons d'Europe.* Paris, Boubée, 237 et 572 p.

HUISMAN O.C., 1982 — Interrelations of root growth dynamics to epidemiology of root-invading fungi. *Annual Rev. Phytopathol.* 20 : 303-327.

INGOLD C.T., 1974 — Growth and death of a fairy ring. *Bull. Brit. Mycol. Soc.* 8 : 74-75.

LEBEAU J.B. and HAWN E.J., 1963 — Formation of hydrogen cyanide by the mycelial stage of a fairy ring fungus. *Phytopathology* 53 : 1395-1396.

OGAWA M., 1974 — Ecology of *Tricholoma matsutake* (Ito et Imai) Sing., mycorrhizal fungus in Pine forest. *Mushroom Science* 9 : 733-744.

PARKER-RHODES A.F., 1955 — Fairy ring kinetics. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 38 : 59-72.

PARKER-RHODES A.F., 1963 — Spore discharge and ecology (Prov. Meet., Univ. of Birmingham, 11 sept. 1962). *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 46 : 297-298 (Abstract).

RAMSBOTTOM J., 1927 — Fairy rings. *J. Quekett Microscop. Club* 15 : 231-242.

SAMPSON K. and WESTERN J.H., 1954 — *Diseases of british grasses and herbage legumes.* Cambridge Univ. Press, 2e édit., 118 p.

SCHANTZ H.L. and PIEMEISEL R.L., 1917 — Fungus fairy rings in eastern Colorado and their effect on vegetation. *J. Agric. Res.* 11 : 190-245.

SLÉZEC A.M., 1984 — Variabilité du nombre chromosomique chez les Pleurotes des Ombellifères. *Canad. J. Bot.* 62 : 2610-2617.

TOLMSOFF W.J., 1983 — Heteroploidy as a mechanism of variability among fungi. *Annual Rev. Phytopathol.* 21 : 317-340.

WILCOX H.E., 1983 — Fungal parasitism of woody plant roots from mycorrhizal relationships to plant disease. *Annual Rev. Phytopathol.* 21 : 221-242.

WOLF F.T., 1971 — An unusual occurrence of «fairy rings». *Mycologia* 63 : 671-672.